2-十三烷酮对棉铃虫细胞色素 P450 的诱导作用

于彩虹，高希武*，郑炳宗
（中国农业大学昆虫学系，北京 100094）

摘要：将 2-十三烷酮按 0.005%～0.01%（重量比）的浓度加到棉铃虫人工饲料中，连续诱导 3 代，测定棉铃虫中肠和脂肪体中细胞色素 P450（cyt-P450）含量以及与标准配基（正丁醇、吡啶、苯胺、环己烷）形成的氧化型结合光谱。2-十三烷酮诱导品系的中肠 cyt-P450 与 CO 结合光谱的最大吸收峰在 449 nm 处，脂肪体 cyt-P450 与 CO 结合光谱的最大吸收峰在 450.7 nm 处。中肠 cyt-P450 除了在 450 nm 附近存在一个吸收峰外，在通入 CO 后依次在 414、415、418 nm 附近出现吸收峰，随后该峰消失，随着时间的推移（第 31 次扫描）在 420 nm 处又开始出现一个弱吸收峰。2-十三烷酮诱导品系的中肠、脂肪体 cyt-P450 与 4 种标准配基形成的差光谱与对照相比在峰型上存在着不同程度的差异。中肠 cyt-P450 与正丁醇形成双峰双谷的光谱；脂肪体 cyt-P450 与正丁醇形成的光谱最大吸收峰在 416.61 nm 处，波谷在 424.91 nm 处；中肠 cyt-P450 和脂肪体 cyt-P450 与吡啶形成的光谱为典型的 Ⅱ 型光谱，而与环己烷形成的光谱为不典型 Ⅰ 型光谱；中肠和脂肪体的 cyt-P450 与苯胺形成典型的 Ⅱ 型光谱，最大吸收峰分别在 443.30 和 428.92 nm 处，最小吸收分别在 402.30 和 401.00 nm 处。

关键词：棉铃虫；细胞色素 P450；2-十三烷酮；诱导；差光谱
中图分类号：Q965.9　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296（2002）01-0001-07

Induction of the cytochrome P450 by 2-tridecanone in *Helicoverpa armigera*

YU Cai-Hong，GAO Xi-Wu*，ZHENG Bing-Zong（Department of Entomology，China Agricultural University，Beijing 100094，China）

Abstract: The induction of the cytochrome P450（cyt-P450）by 2-tridecanone in cotton bollworm，*Helicoverpa armigera*（Hübner）larvae was investigated. By mixing 2-tridecanone at low dosages（0.005%～0.01%）for three generations，the content and difference spectra of cyt-P450 interacted with CO and ligands，including pyridine，n-butanol，aniline and cyclohexane，were investigated with cyt-P450 preparation from midgut and fat body of the sixth instar cotton bollworm. The maximal absorption of cyt-P450 interacted with CO was observed around 449 nm for midgut preparation and 450.70 nm for fat body preparation respectively based on 15 to 40 scans in the induction colony，and 449.22 nm for midgut preparation and 449.20 nm for fat body preparation respectively in the control colony. Besides an absorption peak around 449 nm，there were in turn three other absorption peaks around 414，415，419 nm in midgut cytochrome P450，thereafter the absorption disappeared，and there was a weak absorption at 420 nm at the thirty-first scan. In the absorption spectrum of cyt-P450 bound with n-butanol，two peaks and two troughs occurred for midgut preparation and one peak and one trough in fat body preparation. The maximal absorption peaks were at 380.10 nm，415.02 nm for midgut preparation and 416.61 nm for fat body preparation，while the absorption troughs were at 395.02 nm，423.24 nm for midgut preparation and 424.91 nm for fat body preparation. Characteristic type Ⅱ spectrum occurred with cyt-P450 bound with pyridine，for midgut preparation with a maximal absorption at 425.57 nm and a trough at 395.48 nm; for fat body preparation with a maximal absorption at 422.19 nm and a trough at 415.90 nm. Uncharacteristic type Ⅰ spectrum occurred with cyt-P450 bound with cyclohexane，for midgut preparation with maximal absorption peaks at 378.00 nm and 448.12 nm; for fat body preparation with the maximal absorption peaks at 380.00 nm and 434.04 nm. Type Ⅱ spectrum occurred with cyt-P450 bound with aniline，for midgut preparation with a maximal absorption at 443.30 nm and a trough at 402.30 nm; for fat body preparation with a maximal absorption at 428.92 nm and a trough at 401.00 nm.

Key words: *Helicoverpa armigera*；cytochrome P450；2-tridecanone；induction；difference spectra

---

基金项目：国家重大基础研究 973（G2000016207）和国家自然科学基金资助项目（29832050，39970496）
第一作者简介：于彩虹，女，1973 年 4 月生，博士研究生，从事昆虫毒理与抗药性研究，E-mail：rainbow-01@263.net
* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：gaoxw@hns.cjfh.ac.cn
收稿日期 Received：2001-11-29；接受日期 Accepted：2001-12-28

植食性昆虫在取食过程中会遇到一系列的植物次生物质，其中有些是有毒的。为了避免植物次生物质的毒害，昆虫必须代谢摄入体内的有毒物质。寡食性昆虫以一种或少数几种植物为食，只能接触到有限的植物次生物质；多食性昆虫取食广泛，可以遇到多种多样的有毒物质。昆虫通过集中于中肠的解毒系统（包括 P450s、谷胱甘肽转移酶和酯酶等）对摄入的有毒物质（包括植物次生物质）快速代谢，脂肪体有利于代谢经表皮或气管进入体内的有毒物质。

在许多生物体内，细胞色素 P450（cytochrome P450，cyt-P450）在对外源物质包括植物次生物质的解毒代谢中起着巨大的作用。例如，在沙漠仙人掌上生活的果蝇可以 P450s 作为重要的机制来代谢取食仙人掌时摄入体内的有毒植物次生物质（Danielson *et al*.，1997）。鳞翅目昆虫体内微粒体多功能氧化酶的活性决定了其对光活化植物次生物质 α-三噻唑的代谢能力（Hung *et al*.，1997）。P450 的活性往往与植食性昆虫寄主植物中的某些特殊化学物质有关（Johson，1999）。植物次生物质通过影响昆虫体内 cyt-P450 的种类与活性而影响昆虫对农药的敏感度及害虫的田间防治效果。目前一些重要害虫的抗药性问题十分突出，因此，在农作物布局和抗虫品种选育中应考虑到不同作物品种对昆虫体内 cyt-P450s 的影响。一方面在利用某些植物次生性物质作为作物品种的抗虫因子时，应考虑到这些次生性物质有可能诱导昆虫体内的解毒酶系，从而降低了杀虫剂的防治效果，增强了害虫的抗药性。另一方面选择杀虫剂时也应考虑到杀虫剂的使用对作物抗虫作用的影响，它可能会引起某些作物抗虫品种对害虫抗性的降低。因此，在害虫的综合治理中，农作物布局、抗虫品种选育、杀虫剂使用，都应考虑到对昆虫体内解毒酶系的影响。2-十三烷酮是野生番茄中重要的植物次生物质，对许多害虫表现出抗虫性，但用 2-十三烷酮或野生番茄叶片处理美洲烟夜蛾可以诱导其体内的 P450 含量或多功能氧化酶活性的提高，从而影响了对二嗪农和甲萘威的代谢（Kennedy，1984；Riskallah *et al*.，1986）。国内研究也发现 2-十三烷酮可以诱导棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 体内解毒酶活性的升高从而提高对溴氰菊酯的耐药性（高希武等，1998；董向丽等，1998）。植物次生物质对昆虫 cyt-P450s 的影响主要有两方面：一方面它可以诱导 P450s 含量的增加或活性的增强，从而增加了对植物次生物质以及杀虫剂等外源性化合物的代谢；另一方面植物次生物质和次级代谢产物可以通过抑制昆虫 P450 的表达或降低其活性，这就使植物次生物质和杀虫剂在较低的剂量下具有较高的毒性。目前关于 2-十三烷酮对棉铃虫体内 cyt-P450 的影响还未见报道。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

棉铃虫种群，1995 年采自山东，在完全不接触药剂的情况下，人工饲料连续饲养 50 代。饲养温度 26 ± 1℃，相对湿度 70% ~ 80%，光照 16L∶8D。将 2-十三烷酮按一定的比例（重量比）混入人工饲料中，饲喂棉铃虫幼虫。用未加 2-十三烷酮的人工饲料饲喂的棉铃虫作为对照。

1.2 化学试剂及药剂

2-十三烷酮购自美国 Aldrich 化学公司，含量 > 99%；PMSF 购自德国 Merk 公司，含量 > 99%；二硫苏糖醇（DTT）为美国 Promega 公司产品，含量 99%；甘油、EDTA、硫代硫酸钠、正丁醇、环己烷和吡啶，均为分析纯，为北京化学试剂有限公司产品；苯胺，北京昌平石鹰化工厂生产，分析纯。

1.3 cyt-P450 酶液的制备

将棉铃虫 6 龄幼虫在冰盘上解剖，取中肠和脂肪体，中肠去掉内容物后在 1.15% 的 KCl 溶液中漂洗几秒钟，用吸水纸吸干，脂肪体不用 KCl 溶液漂洗。中肠和脂肪体加入一定量的 0.1 mol/L、pH 7.5 的磷酸缓冲液（含 1 mmol/L EDTA、0.1 mmol/L PMSF、0.1 mmol/L DTT 和 10% 甘油），分别匀浆，4℃，10 000 × g 离心 20 min，上清液用滤纸过滤作为 cyt-P450 酶液。酶浓度相当于 2 个虫体的中肠或脂肪体/mL 缓冲液。

1.4 cyt-P450 含量的测定

参照 Omura 等（1964）的方法，P450 酶液用硫代硫酸钠还原，室温下放置 3 min 后，用注射器通入 CO 1 min，用 Lambda Bio 40 UV/Vis 分光光度计（PE 公司）在 400 ~ 500 nm 扫描 35 次。按照波长在 450 ~ 490 nm 的吸光度之差与摩尔吸光系数（91 $mmol \cdot L^{-1} \cdot cm^{-1}$）计算 cyt-P450 的含量。

1.5 配基结合光谱

参照 Kulkarni 等（1975）方法，选用吡啶、正丁醇、环己烷、苯胺 4 种配基。在样品杯和参比杯中分别加入 1.0 mL cyt-P450 酶液，然后用加样器在

表 1　2-十三烷酮对棉铃虫 6 龄幼虫体内 cyt-P450 含量的影响

Table 1　Content of cytochrome P450 in midgut and fat body in the sixth instar larvae of *H*. *armigera* induced by 2-tridecanone

世代 Generation	剂量（%） Dose	组织 Tissues	P450（nmol/g protein）（± *SE*）①		倍数② Ratio
			2-十三烷酮 2-tridecanone	对照 Control	
1	0.005	中肠 midgut	45.4（±2.5）a	65.9（±15.1）b	0.689
		脂肪体 fat body	12.8（±0.9）a	16.9（±1.6）b	0.756
2	0.005	中肠 midgut	66.1（±8.7）a	71.5（±9.6）a	0.925
		脂肪体 fat body	15.3（±1.4）a	18.5（±7.5）a	0.829
3	0.01	中肠 midgut	74.2（±10.2）a	63.8（±5.8）a	1.162
		脂肪体 fat body	16.7（±2.3）a	19.5（±1.1）a	0.855

① 3 次重复的平均值；同行数据后相同字母表示在 *t*-检验中 2-十三烷酮处理棉铃虫与对照差异不显著（$P > 0.05$）All values are means of three replicates（± *SE* in parenthess）; means within the same row followed by the same letter are not significantly different between 2-tridecanone and no 2-tridecanone treatments by *t* test（$P > 0.05$）

② 2-十三烷酮处理 P450 含量/对照 P450 含量 Content of cytochrome P450 in samples treated by 2-tridecanone/content of cytochrome P450 in control

样品杯中加入 1 μL 的配基，用 parafilm 封住比色杯口，混匀，配基加入酶液后 3 ~ 6 min 在 360 ~ 460 nm 扫描，记录差光谱。

2　结果与分析

2.1　2-十三烷酮对棉铃虫 6 龄幼虫 cyt-P450 含量的影响

在 0.005% ~ 0.01%（重量比）的浓度下，用 2-十三烷酮连续饲喂棉铃虫幼虫 3 代，第 1 代棉铃虫 6 龄幼虫中肠和脂肪体的 cyt-P450 的含量受到了明显的抑制，直到第 3 代才得以恢复，脂肪体中 cyt-P450 的含量也都低于对照，但显著性检验结果表明没有明显的差异（表 1）。

2.2　2-十三烷酮对棉铃虫 cyt-P450 光谱特征的影响

2.2.1　对 CO 差光谱的影响：以 0.005% 和 0.01% 浓度处理棉铃虫到第 3 代，棉铃虫中肠 cyt-P450 的 CO 差光谱的最大吸收峰为 449.05 ± 0.24 nm，与对照相比，二者相差不大。而脂肪体中细胞色素 P450 的 CO 差光谱的最大吸收峰却发生了一定程度的位移，其最大吸收峰在 450.69 ± 0.05 nm 处，与对照 449.04 ± 0.05 nm 有明显的差异（表 2）。

cyt-P450 的 CO 差光谱是其定量、定性的重要特征。2-十三烷酮处理棉铃虫可以影响 cyt-P450 的 CO 差光谱，用 2-十三烷酮连续饲喂棉铃虫，其第 3 代 6 龄幼虫中肠的 cyt-P450 CO 差光谱除了在 450 nm 出现一个明显的吸收峰外，在通入 CO 的最初几次扫描中，靠近蓝区的位置还出现一个吸收峰，该吸收峰随着时间的延续，其最大吸收在 414 ~ 419 nm 移动而后消失，仅在 450 nm 附近有吸收。最后几次（第 30 次开始）扫描中，由于酶液在空气中暴露时间过长而失活，在 420 nm 又逐渐出现吸收（图 1-a）。图 1-b 为 2-十三烷酮处理棉铃虫脂肪体的 cyt-P450 CO 差光谱图。

2.2.2　对底物结合光谱的影响：cyt-P450 与标准配基的结合光谱是研究 P450 的结构与功能的重要手段之一。我们选用 4 种常用的配基，正丁醇、吡啶、环己烷及苯胺来比较对照棉铃虫与 2-十三烷酮处理棉铃虫的底物结合光谱，结果发现二者存在较大的差异。2-十三烷酮处理棉铃虫中肠 cyt-P450 与正丁醇形成双峰双谷的光谱，最大吸收峰分别在 380.10 nm 和 415.02 nm 处，最小吸收分别位于 395.02 nm 和 423.24 nm 处；脂肪体 cyt-P450 与正丁醇形成的光谱最大吸收峰在 416.61 nm，波谷在 424.91 nm；中肠 cyt-P450 和脂肪体 cyt-P450 与吡啶形成的光谱为典型的 Ⅱ 型光谱，最大吸收峰在

表 2　2-十三烷酮对棉铃虫还原型 cyt-P450 CO 差光谱最大吸收峰的影响*

Table 2　The absorption maximum（λ_{max}）in the difference spectrum of the CO reduced cytochrome P450 after induction by 2-tridecanone in cotton bollworms*

品系 Colony	λ_{max}（nm）（± *SE*）	
	中肠 Midgut	脂肪体 Fat body
2-十三烷酮 2-tridecanone	449.05（±0.24）a	450.69（±0.35）a
对照 control	449.18（±0.15）a	449.04（±0.05）b

* 同列数据后相同字母表示在 *t*-检验中 2-十三烷酮处理棉铃虫与对照差异不显著（$P > 0.05$）Means within the same column followed by the same letter are not significantly different between 2-tridecanone and no 2-tridecanone treatments by *t* test（$P > 0.05$）

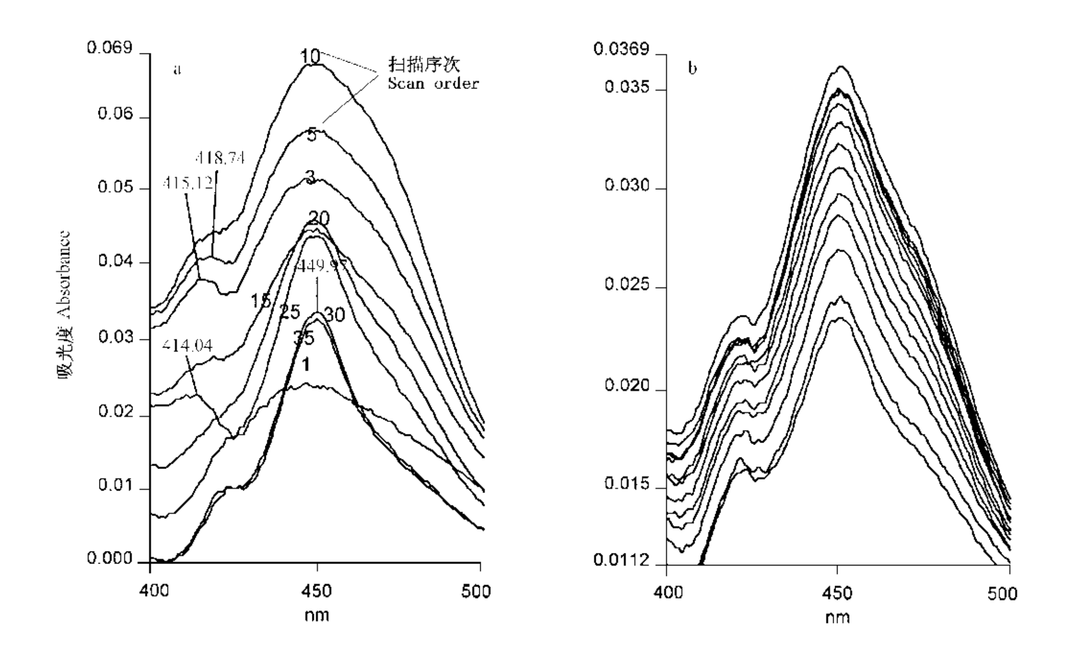


图1 2-十三烷酮处理第3代棉铃虫6龄幼虫中肠与脂肪体 cyt-P450 CO差光谱图

Fig. 1 Difference spectra of CO reduced cytochrome P450 in midgut and fat body from the sixth instar larvae of *H. armigera* induced by 2-tridecanone

a：中肠 midgut；b：脂肪体 fat body

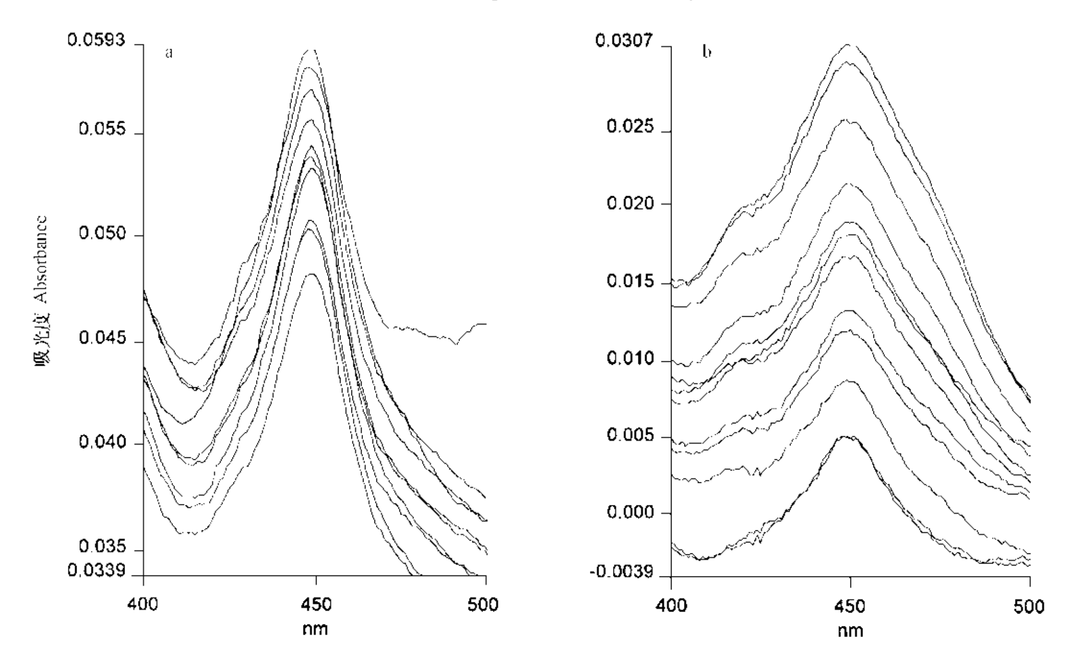


图2 对照棉铃虫中肠和脂肪体 cyt-P450 CO差光谱图

Fig. 2 Difference spectra of carbon monoxide-reduced cytochrome P450 in midgut and fat body from the sixth instar larvae of *H. armigera* of the control population

a：中肠 midgut；b：脂肪体 fat body

422.19 nm处，最小吸收在415.90 nm处。中肠和脂肪体cyt-P450均与环己烷形成不典型Ⅰ型光谱，除了在380 nm附近的波峰和在401.69和427.81 nm左右的波谷外，在438和434 nm处还各有一吸收峰；中肠和脂肪体的cyt-P450与苯胺形成典型的Ⅱ型光谱，最大吸收峰在443.30和428.92 nm处，最小吸收在402.30和401.00 nm处（图3、图4、表3）。

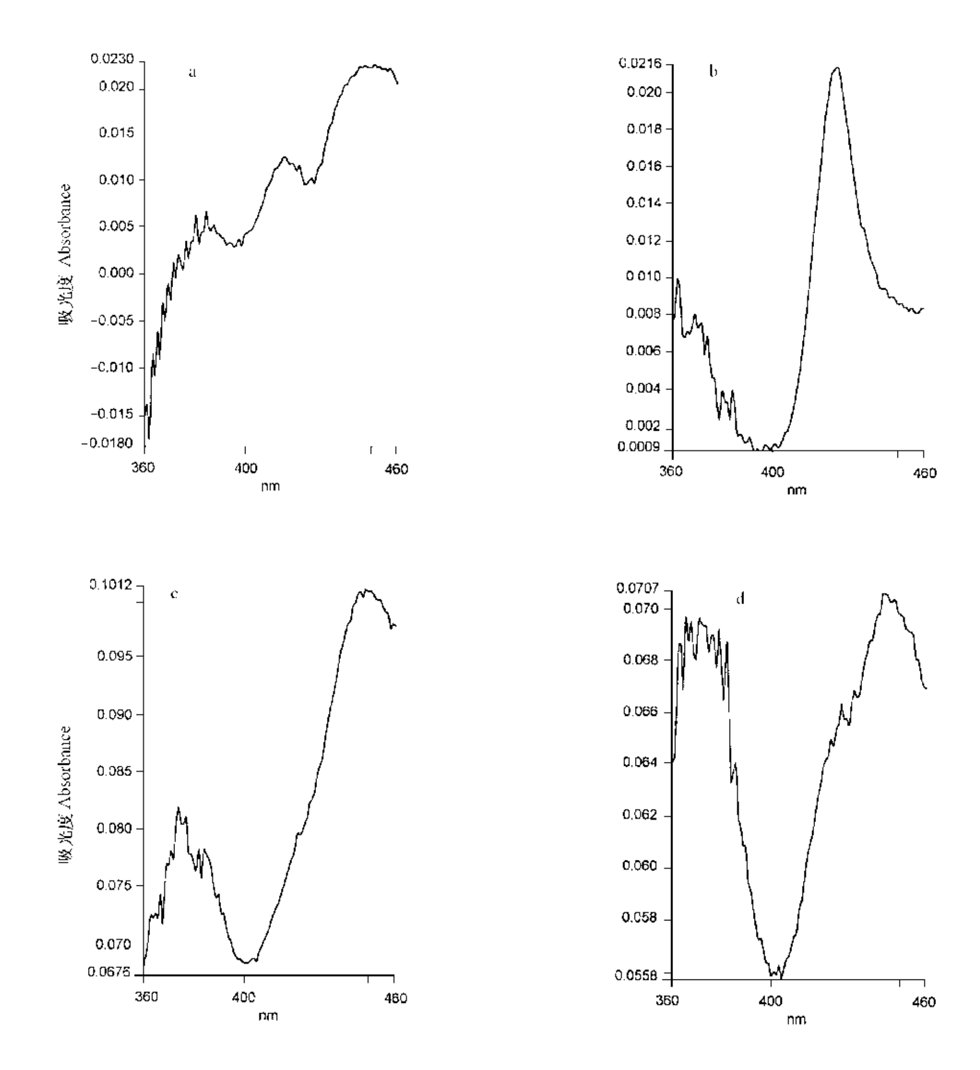


图 3　2-十三烷酮处理棉铃虫 6 龄幼虫中肠 cyt-P450 与 4 种底物结合光谱图

Fig. 3　Absorption spectra of various ligand interactions with the oxidized cytochrome P450 of the midgut of the sixth instar cotton bollworm treated with 2-tridecanone

a：正丁醇 n-butanol；b：吡啶 pyridine；c：环己烷 cyclohexane；d：苯胺 aniline

（正丁醇、环己烷、苯胺在加入后 6 min 扫描，吡啶 3 min　All the spectra were recorded 6 min after adding ligands，except for the pyridine was 3 min）

表 3　2-十三烷酮诱导棉铃虫中肠和脂肪体与 4 种配基的差光谱参数

Table 3　Characteristics of difference spectra of P450 with addition of four ligands in cotton bollworm

配基 Ligands	对照种群 Control colony						2-十三烷酮处理种群 2-tridecanone colony					
	中肠 Midgut			脂肪体 Fat body			中肠 Midgut			脂肪体 Fat body		
	Type	λ_{max}	λ_{min}	Type	λ_{max}	λ_{min}	Type	λ_{max}	λ_{min}	Type	λ_{max}	λ_{min}
正丁醇 n-butanol		416	425	N. D.				415.02	395.02		416.61	424.91
									423.24			
吡啶 pyridine	Ⅱ	426	401	Ⅱ	404	427	Ⅱ	425.57	395.48	Ⅱ	422.19	415.99
环己烷 cyclohexane			422	N. D.			Ⅰ	378.00	401.69	Ⅰ	380.00	427.81
								448.12			434.04	
苯胺 aniline	Ⅱ	423	413	N. D.			Ⅱ	443.30	402.3	Ⅱ	428.92	401.00

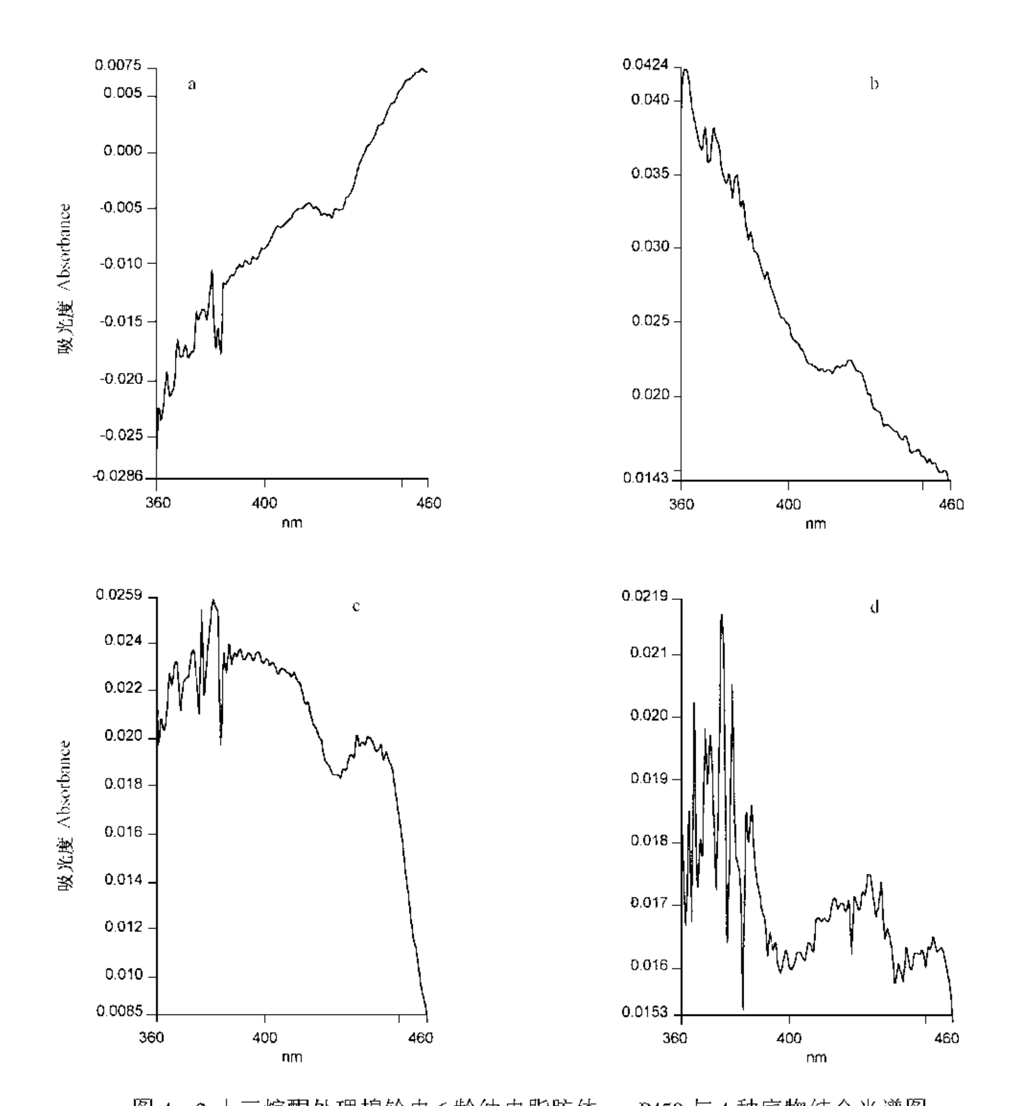


图4　2-十三烷酮处理棉铃虫6龄幼虫脂肪体cyt-P450与4种底物结合光谱图

Fig. 4　Absorption spectra of various ligand interactions with the oxidized cytochrome P450 of the fat body of the sixth instar cotton bollworm treated with 2-tridecanone

a：正丁醇 n-butanol；b：吡啶 pyridine；c：环己烷 cyclohexane；d：苯胺 aniline

（正丁醇、环己烷、苯胺在加入后6 min扫描，吡啶3 min　All the spectra were recorded 6 min later after adding ligands，except for the pyridine was 3 min）

3　讨论

2-十三烷酮是植物体内重要的次生物质，在香毛簇腺体中浓度很高，在叶片中最高浓度可达0.386%（Snyder *et al*.，1995），其在防御植食性昆虫的取食中发挥着重要的作用。F_1代棉铃虫1龄幼虫在取食含0.005%的2-十三烷酮饲料后生长发育受到明显的抑制，死亡率也明显提高（于彩虹等，未发表）。植食性昆虫为了减少植物毒素对其造成的毒害，往往通过体内解毒酶量的增加或活性的增强作为减少危害的手段之一。已证实0.5%的2-十三烷酮可诱导烟草天蛾 *Manduca sexta* cyt-P450的mRNA水平为对照的3倍左右（Snyder *et al*.，1995）。本实验采用低浓度连续诱导处理，发现棉铃虫前2代中肠P450的含量受到明显抑制，到第3代才恢复到对照的水平。这有两种可能，一种是在本实验选用的浓度下对棉铃虫中肠内P450的合成有抑制作用，而这种抑制作用随着长期接触可以得到适应。另一种是植物次生物质对cyt-P450的诱导或抑制有选择性，对P450的一些同工酶有诱导作用，而对另外一些则有抑制作用。

还原型的cyt-P450与CO结合在450 nm附近出现吸收峰，这是对cyt-P450定性和定量的重要依

据。本实验中 F_3 代棉铃虫 6 龄幼虫脂肪体的最大吸收峰在 450.69 ± 0.35 nm 处，而对照中的最大吸收峰出现在 449.04 ± 0.05 nm 附近。Feng 等（1993）用 α-三噻唑处理欧洲玉米螟后，其 CO 差光谱的吸收峰出现在 453 nm 处，而对照的在 449 nm 处。底物与 cyt-P450 的相互作用伴随着光谱特征的改变，可用来表明底物与酶的结合特性和配基结合类型（David，1995）。用植物次生物质 2-十三烷酮连续处理棉铃虫幼虫 3 代，其底物结合光谱发生了明显的变化，中肠 cyt-P450 与正丁醇形成了双峰双谷的波形；在对采自田间的棉铃虫直接进行光谱测定时也记录到这种波形，与其他 3 种标准底物结合光谱的波峰及波谷的位置也有不同程度的位移。cyt-P450 在生物体内是以超基因家族形式存在的。有可能取食植物次生物质的昆虫，其 cyt-P450 同工酶的组成与对照的存在差异，从而在结合光谱上也表现出了差异。

2-十三烷酮连续处理的第 3 代棉铃虫幼虫中肠 cyt-P450 的 CO 差光谱除了在 450 nm 附近出现吸收峰外，在通入 CO 最初的几分钟内，在 414 ~ 419 nm 还出现一个吸收峰，随后该峰消失，仅在 450 nm 有吸收峰，室温放置一段时间（约 30 min）在 420 nm 附近的吸收开始增强。可以肯定在 420 nm 出现的吸收峰是失活状态的 P450 形成的，因为从时间上看 414 ~ 419 nm 的峰是在 P450 失活峰之前很长一段时间形成的，该峰消失后，很长一段时间，即从第 10 次到第 30 次扫描光谱只在 450 nm 处有峰，而 420 nm 处没有峰，说明 P450 并没有失活，从第 30 次以后在 420 nm 才有吸收。关于这方面的研究较少，有可能是棉铃虫摄入过多植物次生物质而作出的反应。在棘皮动物中，*Asterias rubens* 和 *Echinus esculentus* 幽门盲囊的胞质溶胶和微粒体部分的 CO 差光谱在 418 nm 存在一个吸收峰（Besten *et al*.，1990）。也有报道其它无脊椎动物（软体动物、甲壳类动物）中在 418 nm 出现吸收峰（Livingstone，1991）。有人认为该物质可能不是 P450，而是一种衰变物质（Besten *et al*.，1990）。并且是在恶劣环境中蛋白质降解的产物（Livingstone，1991）。本实验中 414 ~ 419 nm 出现的吸收峰是一种 cyt-P450 的活化形式还是一种衰变物质，还需进一步证实。

参 考 文 献（References）

Besten P J *et al*.，1990. Cytochrome P-450 monooxygenase system and benzo [a]pyrene metabolism in echinoderms. *Mar. Biol*.，107：171 ~ 177.

Danielson P B *et al*.，1997. Molecular cloning of a family of xenobiotic inducible drosophilid cytochrome P450s：evidence for involvement in host plant allelochemical resistance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*，94（20）：10 797 ~ 10 802.

David F V L，1995. Cytochrome P450 Structure，Function and Mechanism. London Press. 14 ~ 19.

Feng R *et al*.，1993. Effect of α-terthienyl on the midgut detoxification enzymes of the European corn borer，*Ostrinia nubilalis*. *J. Chem. Ecol*.，19（9）：2 047 ~ 2 055.

Gao X W *et al*.，1998. Induction of carboxylesterase in *Helicoverpa armigera* by insecticides and plant allelochemicals. *Acta Entomol. Sin*.，41（supplement）：5 ~ 11.［高希武等，1998. 杀虫药剂和植物次生物质对棉铃虫羧酸酯酶的诱导作用. 昆虫学报，1998，41（增刊）：5 ~ 11］

Hung C F *et al*.，1997. An isolation and characterization of CYP6B4，a furanocoumarin-inducible cytochrome P450 from a polyphagous caterpillar（Lepidoptera：Papilionidae）. *Insect Biochem. Molec. Biol*.，27（5）：377 ~ 386.

Johson K S，1999. Comparative detoxification of plant（*Magnolia virginiana*）allelochemicals by generalist and specialist saturniid silkmoths. *J. Chem. Ecol*.，25：253 ~ 269.

Kennedy G G，1984. 2-tridecanone，tomatoes and *Heliothis zea*，potential incompatibility of plant antibiosis with chemical insect control. *Ent. Exp. Appl*.，35：305.

Kulkarni A P，Hodgson E，1975. Microsomal cytochrome P-450 from the housefly，*Musca domestica*：assay and spectral characterization. *Insect Biochem*.，1975（5）：679 ~ 696.

Livingstone D R，1991. Organic xenobiotic metabolism in marine invertebrates. *Adv. Comp. Environ. Physiol*.，7：1 037 ~ 1 040.

Omura T，Sato R，1964. The carbon monoxide-binding pigment of liver microsomes：Ⅰ. Evidence for its hemoprotein nature. *J. Biol. Chem*.，239：2 370 ~ 2 378.

Riskallah M R *et al*.，1986. Host plant induction of microsomal monooxygenase activity in relation to diazinon metabolism and toxicity in larvae of the tobacco budworm *Heliothis virescens*（F.）. *Pestic. Biochem. Physiol*.，25：233 ~ 247.

Dong X L *et al*.，1998. The effect of plant allelochemicals on the insecticide tolerance in cotton bollworm *Helicoverpa armigera*（Hübner）. *Acta Entomol. Sin*.，41（supplement）：111 ~ 116.［董向丽，高希武，郑炳宗，1998. 植物次生物质诱导作用对杀虫药剂毒力影响研究. 昆虫学报，41（增）：111 ~ 116］

Snyder M J *et al*.，1995. Expression of cytochrome P450 genes of the CYP4 family in midgut and fat body of tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Arch. Biochem. Biophys*.，321：13 ~ 20.